ПАРАЗИТОЛОГИЯ, V, 2, 1971

УДК 595.775

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ВЛАЖНОСТИ НА ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ БЛОХ CTENOPHTHALMUS ORIENTALIS WAGN.

И. А. Юргенсон и В. С. Теплых

Зоолого-энтомологическая лаборатория МГУ, Москва

Установлены сроки развития и выживаемость преимагинальных фаз блох *Ctenophthalmus orientalis* Wagn. при температуре от 8 до 30° и относительной влажности воздуха от 50 до 95%. Минимальная средняя продолжительность развития и наибольшая выживаемость на всех фазах получены при 20—25° и относительной влажности 80—90%. Весь жизненный цикл блох от яйца до имаго в этих условиях в среднем длится 22 суток. *Ct. orientalis* более чувствительны к изменению влажности воздуха, чем температуры. При влажности ниже 70% наступает гибель на фазе личинки. Понижение температуры удлиняет сроки развития, но мало влияет на выживаемость. Порог развития лежит около 5—6°.

Всестороннее изучение биологии блох помогает лучше разобраться в ряде явлений важного эпидемиологического значения (Иофф, 1941). Работ, посвященных изучению экологических особенностей каждой фазы развития блох с точным учетом температуры и влажности, сравнительно немного, хотя в последние годы интерес к ним значительно возрос (Тифлов и Иофф, 1932; Mellanby, 1933; Edney, 1945, 1947; Sharif, 1948; Алексеев, 1961; Афанасьева и Бгытова, 1963 а, 1963б; Дарская, 1964; Бгытова и Леонова, 1965; Бибикова, 1965, и др.). При этом, как правило, методы работы различны.

Перед нами стояла задача изучить жизненный цикл *Ctenophthalmus orientalis* Wagn., предварительно разработав методику лабораторных опытов с преимагинальными фазами.

Ct. orientalis интересен как с экологической, так и с морфологической стороны (Иофф и Тифлов, 1930). Сведений по его биологии почти нет. Данные Юркиной (1954) по его развитию получены на небольшом материале (55 личинок) в условиях переменной температуры. Развиваются эти блохи в инсектарии круглогодично без диапаузы в сравнительно короткие сроки. Вследствие их особой чувствительности к влажности выяснение оптимальных условий для развития этого вида представляло интерес, так как давало возможность выбрать наиболее удобный тест-объект для различных экспериментов. Работа проводилась в 1963 г. под руководством проф. Е. С. Смирнова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Блох *Ct. orientalis* привезли из Ставропольского противочумного института в 1958 г. и разводили на белых мышах и золотистых хомячках. В 1962 и 1963 гг. культуру обновили добавлением блох из свежих культур инсектария Ставропольского противочумного института и Киевского университета. В опытах использовали материал, стандартизированный по возрасту и условиям содержания (температура, влажность, корм). Опыты ставили в нескольких повторностях. В неблагоприятных условиях сроки развития растянуты или наблюдается значительная гибель, поэтому все фазы изучали раздельно. В оптимальных условиях получали кладку от большого числа блох и отбирали в опыт яйца. Для постановки опытов с личинками яйца держали в оптимальных условиях и в день вылупления личинок их отбирали и помещали при различных температурах и влажности. При благоприятных условиях содержания окуклялось свыше 90% личинок и можно было проследить за развитием куколок в тех же условиях на достаточном материале. При низких температурах и влажности для установления срока развития куколок брали коконы, которые содержались до окукления при 25°. Выплаживающихся из коконов блох отбирали ежедневно и устанавливали пол выходящих имаго.

Материал при отборе подвергали случайной выборке или рендомизации. Полученные результаты обрабатывали статистически. За показатель выживаемости различных фаз брали средний процент вылупления личинок, окукления или выхода имаго. Испытывали влажности от 50 до 95% и температуры от 5 до 30° (как правило, с интервалами в 5 единиц).

Для получения необходимого набора влажностей использовали растворы хлористого кальция различной концентрации (Кожанчиков, 1961), насыщенный раствор хлористого натрия (Winston and Bates, 1960) и дистиллированную воду. Воду наливали в эксикатор с отверстиями в крышке и боковой стенке, что обеспечивало естественную аэрацию. Отверстия закрывали ватной пробкой. Растворы солей наливали в обычные эксикаторы с притертой крышкой.

Влажность над растворами измеряли психрометром, изготовленным из термометров от микромодели Ассмана по принципу психрометра Августа. Измерение влажности в эксикаторах проводили при быстром открывании и закрывании крышки (Sweetman, 1933) и в течение опыта периодически повторяли. Колебания относительной влажности за период постановки эксперимента были незначительны.

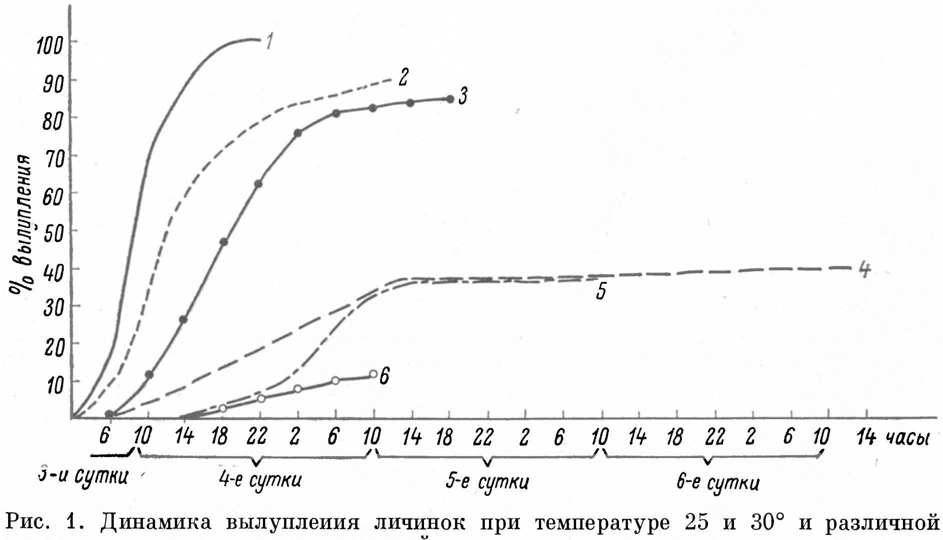

Рис. 1. Динамика вылуплеиия личинок при температуре 25 и 30° и различной относительной влажности воздуха.

1 — температура 30°, влажность 87%; *2* — температура 25°, влажность от 75 до 93% (750 яиц); *3* — температура 25°, влажность 70, 75 до 93% (300 яиц); *4* — температура 25°, влажность 70%; *5* — температура 25°, влажность 67%; *6* — температура 25°, влажность от 54 до 61%.

РАЗВИТИЕ ЯИЦ

Ct. orientalis приклеивают яйца к субстрату. Для опытов яйца вырезали с кусочками черной бумаги, на которой происходила яйцекладка, и по 50 шт. помещали в бюксы, которые ставили в эксикаторы с различной влажностью при разной температуре. С момента вылупления первых личинок и до выхода последних учет проводили через каждые 4 часа круг-

Таблица 1

Влияние температуры и относительной влажности на развитие яиц и личинок

Температура (в °)	Яйца					Личинки				
	относительная влажность воздуха (в %)	Число яиц	длительность развития в сутках		выживаемость (в %)	относительная влажность воздуха (в %)	число личинок в опыте	длительность развития (в сутках)		выживаемость (в %)
			пределы	$M \pm m$				пределы	$M \pm m$	
30	83	150	4—4	4	94.6	98—100	90	Развития нет	—	0
						81—83	90	8—12	8.2 ± 0.12	82.2
	74	150	4—5	4.0 ± 0.008	69.3	71—75	90	Развития нет	—	0
						54—67	90	Развития нет	—	0
25	84—93	450	4—5	4.0 ± 0.008	89.7	98—100	90	Развития нет		0
						80—88	570	7—14	9.05 ± 0.03	92.0
	75	150	4—5	4.12 ± 0.02	82.6	70—75	210	14—17	15.0 ± 1.0	1.4
						54—67	90	Развития нет	—	0
22	—	—	—	—	—	80—88	180	10—14	10.9 ± 0.5	95.5
						71—75	90	15—18	16.4 ± 0.27	14.6
						54—67	90	Развития нет	—	0
20	85	350	5—7	5.55 ± 0.03	98.8	80—88	160	12—19	13.0 ± 0.17	100
	73	150	6—8	7.00 ± 0.05	88.6					
13	91	200	9—12	10.7 ± 0.07	85.5	54—67	120	Развития нет	—	0
11—12	91	200	13—22	16.7 ± 0.1	94.5	80—88	203	19—33	$30. \pm 0.3$	74.9
						71—75	180	—	—	26.6
						54—67	60	Развития нет	—	0
8	90	200	29—47	32.6 ± 0.1	95.0	80—88	150	55—108	76.0 ± 1.6	24.6

лосуточно (4-й опыт), или 2 раза в сутки (7-й опыт). За сутки условно принимали время от 10 час. одного дня до 10 час. утра следующего дня, так как обычно в это время начинались все опыты.

Дробный круглосуточный учет дал возможность изучить динамику вылупления личинок при различной температуре и влажности (рис. 1). При температуре 30° и относительной влажности воздуха 87% развитие отложенных яиц продолжалось неполные четверо суток. Все личинки (95—99%) вылуплялись в течение 16 час. Последние вылупляющиеся личинки (3—4%), как правило, после выхода погибали. При 25° и влажности от 75 до 93% массовый выплод личинок происходил в течение первых 16 час., последние личинки отрождались поодиночке (даны две кривые, так как методика учета и время постановки опытов были различны). Понижение влажности до 67—70% вызывало замедление развития и снижало выживаемость яиц и вышедших личинок. При 50% влажности и ниже яйца не развивались.

Снижение температуры не сказывается на выживаемости яиц, но заметно удлиняет срок их развития (табл. 1). При 30° и влажности 83% все личинки выплаживались в течение нескольких часов, тогда как при 8° первые личинки появлялись на 29-е сутки и выход их растягивался на 18 суток, что указывает на приближение порога развития.

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК

При получении большого количества одновозрастных личинок бумагу с кладками яиц помещали в чашках Петри в эксикаторы с водой при температуре 25°. Выходящих личинок отбирали тонкой кисточкой в боксе с влажностью не ниже 70% и помещали в бюксы без крышек на субстрат, состоящий из смеси песка с кормом. Смесь готовили за сутки до выхода личинок и выдерживали в бюксах, которые ставили в эксикаторы с соответствующей температурой и влажностью. Песок и кормовую смесь строго дозировали (Sharif, 1948). Для опытов использовали широкие и низкие (45×30 мм) бюксы. Ориентировочные опыты показали, что в высоких и узких бюксах развитие личинок идет хуже, чем в низких и широких. Мы склонны объяснить это различными условиями аэрации.

В течение срока опыта бюксы ежедневно просматривали. С момента окукления коконы отбирали и помещали в энтомологические пробирки при тех же условиях, в которых развивались личинки. Помимо минимального, максимального и среднего сроков были отмечены дни массового окукления, когда окуклялось от 70 до 75% всех личинок, что говорит о дружности развития личинок и может служить одним из критериев оценки условий развития.

При высокой относительной влажности воздуха (табл. 1) из-за чрезмерного увлажнения и загнивания субстрата личинки полностью погибали на вторые-третьи сутки после начала опыта. Успешное развитие с высоким процентом окукления происходило при влажности воздуха от 80 до 88% и температурах от 20 до 30°. Понижение температуры и особенно влажности вызывало снижение выживаемости личинок.

Особенно чувствительны к относительной влажности воздуха личинки I стадии. При влажности 45—55% через 2—3 часа гибло 50% личинок, а полная гибель наблюдалась через 4—5 час. Личинки III стадии живут немного дольше (через 4 часа гибели не было, полная гибель происходила через сутки). Для сравнения были взяты также личинки *Ceratophyllus fasciatus*, обладающие меньшей влаголюбивостью. Разница в выживании при низкой влажности была небольшая. Личинки *C. fasciatus* погибали на час позднее, но заметна разница в поведении личинок. Через 2—3 часа личинки *Ct. orientalis* сильно высыхали, а оставшиеся в живых лежали неподвижно, лишь слабо реагируя на прикосновение кисточки. В это же время личинки *C. fasciatus*, тоже сильно подсохшие, продолжали активно двигаться, а при увеличении влажности были способны восстановить нормальный вид и продолжать развитие.

При влажности 75% наблюдалось резкое различие между выживаемостью личинок *Ct. orientalis* и *C. fasciatus* I и III стадии. Личинки I стадии *Ct. orientalis* гибли через одни сутки, III — через двое-трое суток. Личинки *C. fasciatus* при тех же условиях начинали нормально развиваться и на 15—20-е сутки окуклялись. Выход имаго *C. fasciatus* из образовавшихся коконов при тех же условиях влажности достигал 100%. Таким образом, личинки *C. fasciatus* при влажности 75% могут развиваться, но развитие их происходит медленнее, чем при более высокой влажности.

Длительность развития личинок *Ct. orientalis* до окукления (табл. 1) увеличивается с понижением температуры и влажности. При высокой температуре и относительной влажности почти все личинки окукляются на 8-е сутки и лишь единицы на 11—12-е. С понижением температуры до 20° продолжительность развития личинок постепенно увеличивается, но срок массового окукления сохраняется. При температуре 13° и ниже развитие личинок происходит недружно и массового окукления не наблюдается. При низкой влажности развиваются лишь единичные особи.

В заключение можно сказать, что личинки всех стадий данного вида блох нуждаются в одной и той же оптимальной относительной влажности, но личинки III стадии выносливее и способны переносить более длительное понижение влажности, чем личинки I стадии. Более заметна разница между разными видами блох, чем между разными стадиями одного и того же вида.

РАЗВИТИЕ КУКОЛОК

Наибольшее число блох выходило из куколок при 20, 24 и 25° и относительной влажности 81—88% (табл. 2). При 32° из коконов вылуплялись единичные особи, которые через несколько часов погибали. Вскрытие коконов показало, что происходила гибель предкуколок и куколок за счет заплесневения и высыхания в коконе. Кроме того, встречалось много сформировавшихся блох, сбросивших личиночную шкурку и погибших внутри кокона. При температуре ниже 20° и той же влажности число развивающихся куколок постепенно убывало. Понижение влажности воздуха до 71—75% вызывало значительную гибель как личинок, так и куколок.

Как показали многочисленные вскрытия коконов, оставшихся после выхода из них блох, при благоприятных условиях погибшие внутри кокона предкуколки и куколки встречаются очень редко.

Таблица 2

Выживаемость куколок при различной температуре и влажности воздуха

Температура (в °)	Относительная влажность воздуха (в %)	Число коконов	Число блох	Процент выхода блох
32	90	500*	7	1.4
30	81—83	70	41	58.5
25	87	5983*	5714	95.5
24	81—88	454	430	94.7
	71—75	12	5	41.6
20	81—83	149	146	98.0
	86	600*	557	92.8
16	71—75	6	5	83.3
13	86	600*	439	73.1
8	86	600*	408	68.0

Примечание. Здесь и в табл. 3 звездочкой отмечены коконы, которые до окукления развивались при 25°.

Таблица 3

Продолжительность развития куколок в зависимости от температуры и влажности воздуха

Температура (в °)	Относительная влажность воздуха (в %)	Число куколок, развившихся до взрослых	Число развившихся самцов и самок	Самцы		Самки	
				средняя продолжительность развития в сутках $M \pm m$	дни массового выхода	средняя продолжительность развития в сутках $M \pm m$	дни массового выхода
30	81—83	74	15/59	11.4 ±0.28	12	11.2 ±0.14	11—12
25	83—87	130	61/69	9.9 ±0.4	9—10	8.8 ±0.1	8—9
	81—83	138	70/68	12.2 ±0.12	11—12	11.2 ±0.09	11—12
24	71—75	1	1/0	24	—	—	—
22	81—83	118	54/64	14.6 ±0.12	14—15	14.2 ±0.09	14—15
	81—83	198	92/106	17.1 ±0.12	16—17—18	15.3 ±0.08	14—15—16
20	85	557*?	255/302	14.9 ±0.05	14—15	12.8 ±0.06	12—13
16	71—75	5	2/3	22.5	0	22.0	0
13	85	439*	187/252	34.1 ±0.2	0	29.6 ±0.2	0
8	85	408*?	150/258	57.8 ±0.2	0	53.4 ±0.2	0

При 25° (табл. 3) выход блох из коконов происходил дружно, в сжатые сроки, и заканчивался на 11-е сутки после окукления. При повышении температуры до 30° куколки развивались более длительный срок. Задержка в развитии и небольшой процент выживаемости (табл. 2) говорят о неблагоприятном действии высокой температуры на куколок. При температурах ниже 25° наблюдалось постепенное удлинение сроков их развития от 15 суток при 24° до 69 суток при 8°. Одновременно сильно растягиваются сроки выхода имаго (18 дней при 8° вместо 4 дней при 24°).

На основании изложенного можно заключить, что куколки *Ct. orientalis* более чувствительны к действию высокой температуры, чем яйца и личинки. При 25° и влажности ниже 70% куколки не развиваются до имаго и высыхают внутри кокона.

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И ПОРОГОВЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Для определения продолжительности всего жизненного цикла *Ct. orientalis* от яйца до выхода имаго мы суммировали данные, полученные для отдельных фаз развития блох при действии различных температур и оптимальной влажности воздуха (табл. 4). Для куколок взят средний срок развития независимо от пола.

Таблица 4

Длительность жизненного цикла *Ct. orientalis* в зависимости от температуры

Температура (в °)	Срок развития от яйца до взрослого (в сутках)		
	минимальный	максимальный	средний
30	21	32	23.4
25	18	30	22.3
20	29	42	32.2
13	53	88	72.2
8	135	224	163.6

Минимальная продолжительность развития получена при 25°. При 30° яйца и личинки (рис. 2) развиваются хорошо, но куколочная фаза затягивается и падает процент выживаемости. Вследствие этого при 30° весь жизненный цикл несколько удлинен. При 20° минимальный срок равен максимальному при 25°, а средний срок развития удлиняется на 10 суток. Поскольку при 20° выживаемость на всех стадиях развития очень высока, мы считаем, что оптимум развития для *Ct. orientalis* лежит при температурах от 20 до 25° и относительной влажности воздуха от 80 до 90%. При низких температурах на развитие, в среднем, уходит больше 5 мес., причем выживаемость в этих условиях постепенно убывает. Опыты, поставленные при 0° с яйцами и личинками, дали отрицательные результаты. Мы имели здесь зону вымирания (Кожанчиков, 1961). Таким образом, порог развития должен находиться где-то между 0 и 8°. Поскольку экспериментальным путем определять порог трудно, мы применили для этой цели алгебраический и графический способы (Кожанчиков, 1961).

Зная длительность развития яиц, личинок или куколок при разных температурах, можно вычислить порог C по данным для двух любых температур, пользуясь формулой $C = tT - t_1T_1/t - t_1$, где T и T_1 — температуры, при которых проводились наблюдения, t и t_1 — длительность развития при этих температурах. Вычисленная по этой формуле пороговая температура может значительно отклоняться от истинного порога, так как расчет ведется по двум произвольно взятым точкам. Для уменьшения ошибки экспериментатор должен правильно выбрать эти точки и иметь хотя бы приблизительные данные о возможном пороге.

Для вычисления порога мы брали температуру 8°, при которой развитие блох происходило очень медленно, и температуру, при которой развитие заканчивалось в кратчайший срок (25—30°). Тогда порог развития для яиц — 4.9, для личинок — 5.2 и для куколок — 4.7°.

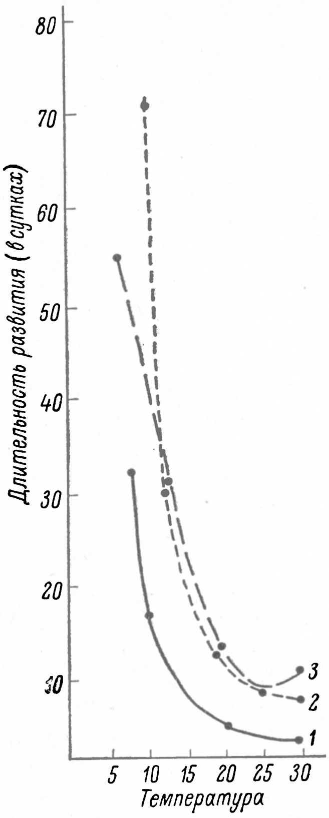

Рис. 2. Длительность развития яиц (*1*), личинок (*2*) и куколок (*3*) в зависимости от температуры.

При вычислении порога графическим способом применяется формула $-V = 100/t$, где V — скорость развития в процентах, t — длительность развития в сутках. Пользуясь этой формулой и полученными нами экспериментальными данными о средней длительности развития яиц, личинок и куколок, мы построили графики (рис. 2 и 3). Для яиц порог развития лежит около 5°. Условия развития личинок и куколок очень сходны. Порог развития тех и других лежит около 6°. Таким образом, полученные

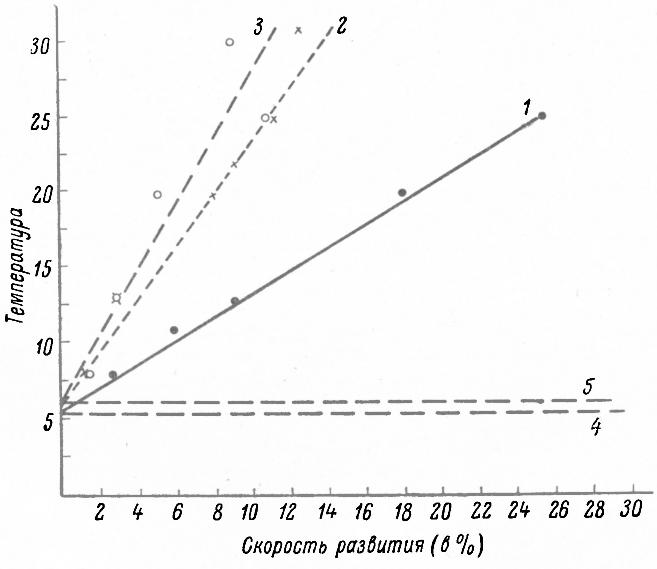

Рис. 3. Скорость развития яиц (*1*), личинок (*2*), куколок (*3*) и порог развития яиц (*4*), личинок и куколок (*5*).

Edney E. B. 1947. Laboratory studies on the bionomics of the rat fleas, Xenopsylla brasiliensis Baker, and Xenopsylla cheopis Roths. II. Water relations during the coccon period. Bull. Ent. Res., 38 : 263—280.

Mellanby K. 1933. The influence of temperature and humidity on the pupation of Xenopsylla cheopis Roths. Bull. Ent. Res., 24 (2) : 197—202.

Sharif M., 1948. Nutritional requirements of flea larve and their bearing on the specific distribution and host preferences of the three indian species of Xenopsylla (Siphonaptera). Parasitology, 38 (4) : 253—263.

Sweetman H. L. 1933. Studies of chemical control of relative humidity. Ecology, 14 : 40—45.

Winston P. W. and Bates D. N., 1960. Saturated solutions for the control of humidity in biological research. Ecology, 41 (1) : 232—237.

THE EFFECT OF TEMPERATURE AND RELATIVE HUMIDITY ON PREIMAGINAL PHASES OF CTENOPHTHALMUS ORIENTALIS WAGN.

I. A. Yurgenson and V. S. Teplykh

SUMMARY

The authors established the developmental period and survival rate of preimaginal phases of *Ctenophthalmus orientalis* Wagn. at temperatures from 8 to 30° and relative humidity from 50 to 95%.

Minimum developmental periods and the highest survival rate were observed at 20—25° and relative humidity from 80 to 90°. The whole life cycle of fleas from egg to imago under these conditions lasts, on the average, 22 days.

Ct. orientalis are more sensitive to changes in humidity than to those in temperature. At the humidity lower than 70% larvae die. The decrease in temperature prolongs the developmental period and affect but little the survival. The threshold of development varies from 5 to 6°.